第 38 卷第 10 期 生 态 学 报 Vol.38,No.10
2018 年 5 月 ACTA ECOLOGICA SINICA May,2018

DOI: 10.5846/stxb201701080063

马会雷,张婷凤,周瑞莲,张玥.海岸不同坡向滨麦光合特性与风速异质环境的关系.生态学报,2018,38(10):3504-3513.

Ma H L,Zhang T F, Zhou R L, Zhang Y.The changes in photosynthetic characteristics of *Leymus mollis* (Trin.) Hara leaves from coastal dunes having an environmental heterogeneity.Acta Ecologica Sinica,2018,38(10):3504-3513.

海岸不同坡向滨麦光合特性与风速异质环境的关系

马会雷,张婷凤,周瑞莲*,张 玥

鲁东大学生命科学学院, 烟台 264025

摘要:在自然条件下,测定分析了夏季和秋季静风天及秋季大风天,海岸沙丘不同坡向环境因子及滨麦株高、叶片叶绿素含量、土壤含水量和光合日变化特性,以期明晰滨麦响应不同风速环境的生理调控机理。结果表明,不同坡向环境异质性明显,滨麦形态可塑性强。海岸迎风坡风大、温度低、湿度大,滨麦植株低矮、叶绿素含量较高;背风坡温度高、土壤干旱、空气流动差,滨麦植株高大,叶绿素含量低。在夏秋季静风天,迎风坡和背风坡滨麦叶片 *Pn* 出现光合"午休"现象,但迎风坡滨麦日均 *Gs*、*Tr*、*Pn* 均显著高于背风坡;而在秋季大风天,迎风坡和背风坡滨麦叶片 *Pn*"午休"现象消失,并且背风坡滨麦日均 *Pn*、*Tr*、*Gs* 均显著高于迎风坡滨麦。同坡向相比,秋季大风天迎风坡滨麦日均 *Pn*、*Tr*、*Gs* 明显较秋季静风天低,而背风坡滨麦日均叶片 *Pn*、*Tr*、*Gs* 却较静风天分别增高 126%、66.3%、134%。强海风吹袭引发迎风坡温度降低、滨麦叶片摇摆、气孔导度降低导致 *Pn* 下降,而强海风使背风坡空气流动加快、温度降低、气孔导度增大、"午休"消失使 *Pn* 增高。不同坡向滨麦对不同海风风速的适应表现出明显的光合生理可塑性,它在滨麦适应不同风力、提高其光合速率和增加物质积累上具有重要作用。而滨麦的形态和光合生理可塑性可能是其在不同海风强度下生存、生长、实现种群扩张的重要生理调控机理,这一特性在未来作物、牧草和树木抗风、抗盐育种中具有重要应用价值。

关键词:海风;环境异质性;生理可塑性;适应

The changes in photosynthetic characteristics of *Leymus mollis* (Trin.) Hara leaves from coastal dunes having an environmental heterogeneity

MA Huilei,ZHANG Tingfeng, ZHOU Ruilian*, ZHANG Yue

School of Life Science, Ludong University, Yantai 264025, *China*

Abstract: The environmental factors, growth rate, chlorophyll content, and photosynthetic parameters in *Leymus mollis* (Trin.) leaves were measured during the day without wind in the fall and summer, and with high winds in the fall, in the natural environment to understand the physiological adaptation mechanisms of *L. mollis* to different wind speeds. The results showed that high winds, lower temperatures, and higher humidity were observed on the windward slopes, where *L. mollis* had higher chlorophyll contents in leaves and shorter plants. However, higher temperatures, drier soils, and poor airflow were observed on the leeward slopes, where *L. mollis* had lower chlorophyll contents in leaves and taller plants. There was obvious environmental heterogeneity between windward and leeward slopes, and enhanced morphological plasticity. During days of no wind in the fall and summer, *L mollis* on both slopes showed a midday depression of photosynthesis, but *L. mollis* on the windward slopes had markedly higher stomatal conductance(*Gs*), transpiration rate(*Tr*), and net photosynthetic rate (*Pn*) than that of the leeward slopes. However, during days of high wind in the fall, *L. mollis* on both slopes had no midday photosynthetic depression, and *L. mollis* on the leeward slopes had markedly higher *Gs*, *Tr*, and *Pn* than that on the windward slopes. On the same slopes, during the days of high wind, *L. mollis* on the windward slopes had lower *Pn*, *Tr*,

基金项目:国家自然科学基金项目(3177072);烟台市科技发展计划(2015ZH089)

收稿日期:2017-01-08; **网络出版日期**:2018-02-01

* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: zhour726@ 163.com

and *Gs* than that on days with no wind, but higher *Pn*, *Tr*, *Gs* by 126, 66.3, and 134% on the leeward slopes than that on days with no wind. High winds resulted in lower temperatures, reduced stomatal aperture, and leaves on the windward side with reduced *Pn*. High winds resulted in increased air flow, and reduced temperatures on the leeward slopes, which increased *L. mollis* stomatal opening, but had no midday photosynthetic depression and higher *Pn*. *L. mollis* on both slopes showed significant photosynthetic plasticity to adapt to different wind speeds, enabling it to take advantage of the environmental resources and increase photosynthesis and dry matter accumulation for its sustained survival. Morphological and photosynthetic plasticity of *L. mollis* is an important physiological regulation mechanism to enhance survival, growth, and population expansion under high winds, which has an important application value for the breeding of crops, grasses, and trees with higher tolerance to wind in the future.

Key Words: sea-wind; environmental heterogeneity; physiological plasticity; adaptation

生物生境的基本属性之一是异质性[1],而植物具有改变其形态、生理和行为,最大限度地从异质环境中获取资源,提高自身适应性的能力,即表型可塑性[2-3]。它是植物适应异质环境、维持物种生存、扩大生态幅的一个潜在策略[4]。而表型可塑性包含形态可塑性和生理可塑性[4]。

对植物形态可塑性研究发现,植物会因环境因子的改变,通过适度的改变其形态并逐渐形成有利于自身生存的结构特征,进而增加其在群落中的竞争力[5-6]。例如,霸王会在土壤含水量减少后,通过减少花大小、分枝数和枝干重,增加花的数量和繁殖,用“此消彼长”的方式权衡资源分配[7];干旱条件下,酸枣叶面积、叶长和叶柄长总体呈减少的趋势,而比叶面积呈增大的趋势,酸枣地上部分形态性状沿干旱梯度表现很强的变异,其通过这种表型变化的组合来适应干旱变化[8-9];高山嵩草通过增加分株数量、根系数量和长度来适应干旱,而矮生嵩草则通过减少分株数量适应干旱[10]。在环境光照条件变化情况下,随着环境光照强度减弱(遮阴处理),鹅绒委陵菜母株株高、叶长和总叶面积会有所提高[11];在遮阴处理中野牛草(*Buchloe dactyloides*)分株的主脉直径、维管束鞘细胞个数、叶片厚度以及近轴侧和远轴侧叶肉细胞的厚度均显著降低[12]。藤本植物幼苗也会增加株高、基径、根长、叶片数目,减少叶片的大小、叶面积比、比叶面积来增加光的可用性[13]。在不同强度风吹袭影响下,木本猪毛菜通过降低株高、冠幅、叶片长度,增加叶片数目和增大顺风向的基径减少风的阻力[14]。玉米幼苗的株高、茎粗生长量、地上生物量会下降以减少机械损伤以适应长期大风[15]。植物在环境改变后,通过合理分配能量和物质改变形态以适应环境。

对植物生理可塑性研究中,人们更多地关注在环境变化中光合作用的变化[16]。因为光合作用是绿色自养植物赖以生存的基础,也是决定植物在不同地域生存和竞争成败的关键因素之一[16-17]。许多研究表明,光合作用的叶片对环境变化非常敏感,只有在最适宜环境条件下,植物光合作用最高[17]。研究发现,盐肤木等幼苗在低温胁迫下(6 ℃)通过降低净光合速率(*Pn*),提高抗冻力[18]。棉花在低温下(18 ℃)通过降低呼吸消耗和调整气孔导度(*Gs*)来保持较高的光合速率和增强抗寒性[19]。在温度有限升高的条件下,玉米会通过提高净光合反应速率及蒸腾速率,降低暗呼吸速率来适应增温环境[20]。人们发现人面竹在降温控湿条件下,*Pn* 日变化曲线呈双峰型,但在露天条件下其 *Pn* 日变化曲线双峰型特点不明显[21]。荒漠植物梭梭在干旱环境下 *Pn* 日变化曲线呈非典型双峰型,但在雨后湿润条件下呈单峰型[22]。樟子松幼苗在强风持续吹袭下,“午休”时间延长,休眠程度加大[23]。研究表明强光辐射、高温和低湿是导致植物“午休”的生态因子[21-23],而不同逆境条件下引发的气孔导度降低是导致净光合速率降低的生理因素[24]。

上述对植物逆境适应性与其光合生理关系的研究,采用的研究材料大多为幼苗期植物,且主要是作物和内陆沙生植物,研究的手段多为人工模拟环境,试验方法多采用盆栽、水培法。而国内外目前对自然生长在异质性环境条件下的多年生植物的季节光合特性与其微环境之间关系的研究较少[25]。

滨麦(*Leymus mollis*(Trin.) Hara)是海岸带优势植物,因其庞大的根系对沙土有固着作用而成为水土保持和固沙植物,在防沙固沙和生态小环境的改善中发挥着不可替代的作用[26]。滨麦可以在海岸沙丘环境异质

性很强的条件下健壮生长,如滨麦既可在近高潮线迎风坡处旺盛生长并形成单一种群,还可在海岸沙丘的背风坡与其他植物共生。众所周知,海岸强海风吹袭和由此引发的沙埋是导致许多植物不能在近海岸带定植生存、物种多样性低、生态环境脆弱的重要生态因子[27]。那么生活在海岸沙丘迎风坡向的滨麦是如何适应海风吹袭,生活在迎风坡和背风坡上的滨麦叶片光合生理特性是否存在差异?海岸沙丘环境异质性是否引发滨麦形成了光合生理可塑性,以及滨麦表型可塑性与环境异质性的关系,目前鲜有报道。

本研究以不同生态断带滨麦(迎风坡和背风坡)为材料,通过对其株高、叶绿素含量的测定以及在夏季静风天、秋季静风天、秋季大风天滨麦叶片光合生理参数的测定,来探讨不同生态断带滨麦外在表型与光合速率之间的关系,明晰不同坡向滨麦光合生理可塑性与风速异质环境的关系,揭示滨麦抗风生理机理,这不仅可丰富植物抗风沙理论,而且对开发其抗风沙基因及其为海岸带生态修复和植物的引进提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 样地自然概况

试验材料来源于烟台市西泊子海岸沙地。烟台市地处山东半岛中部,位于 119 °34 ′—121 °57 ′E,36 °16 ′—38 °23 ′N。该地区属于温带季风气候,年平均降水量为 651.9 mm,主要集中在 7—8 月,占年降雨量的 49%;年平均气温 11.8℃,最热月为 8 月(24.6℃)。西泊子海岸沙地土壤多为风沙土,土壤 pH 值为 4.22—6.79。年平均风速内陆地区 3—4 m/s,沿海地区 4—6 m/s。西泊子研究区天然群落主要有筛草(*Carex kobomugi*)、砂引草(*Messerschmidia sibirica* Linn)、肾叶打碗花(*Calystegia soldanella* (L.) R. Br)和滨麦(*Leymus mollis* (Trin.) Hara)等。

1.2 试验地

将西泊子海岸沙地作为试验地。在西泊子海岸近高潮线约 10 m 远处有一座平行于大海的沙丘。将海岸高潮线定位 0 m,将远离高潮线 10 m(沙丘前沿是一流动沙地),30 m(沙丘中部是固定沙地),50 m(沙丘顶部是固定沙地)、70 m(沙丘背面是固定沙地)处设为测定点,并标记。

1.3 试验材料标记

在试验地上,分别在位于高潮线 10、30、50 m 和 70 m 处选择 10 株生长状况一致的滨麦进行标记。将待测植株用红线标记,将每株从上数第二片完全展开的成熟叶片标记用于光合作用的连续测定。

1.4 试验方法

1.4.1 环境指标测定

用风速仪($AR836^+$)、温湿度计(Tes 1360)测定其环境温度、湿度和风速。烘重法测定土壤含水量。

1.4.2 叶绿素含量测定

在进行光合测定的当日,在每一个测定点用剪刀剪取标记植物旁边的叶片,快速剔除老叶,用纱布包裹后快速用液氮固定,带回实验室置超低温冰箱中用于叶绿素含量的分析。

叶绿素含量的测定采用比色法。准确称取一定量液氮固定的叶片后放入丙酮(80%)中提取,提取液在 665、649、470 nm 下测吸光值(A)。所用测定重复 5 次以上。

1.4.3 光合生理参数测定

光合测定日期选择在 2014 年夏季的静风天(7 月 25—26 日),和秋季静风天(9 月 25—26 日),及秋季的大风天(9 月 29—30 日)进行。为了避免日间飘云的影响,实验采用补光测定。光合日变化测定时间分别在 8:00、10:00、12:00、14:00、16:00。每次按照距高潮线 10 m 到 70 m 的顺序依次对标记的 5 片成熟健康的叶片进行测定。采用便携式光合作用系统(TPS-1,USA) 原位测定滨麦叶片气体交换日变化进程,每个叶片重复测定 5 次,具体包括:叶片净光合速率(*Pn*)、叶片蒸腾速率(*Tr*)、叶片气孔导度(*Gs*)等。

1.5 数据处理

用 Microsoft Office Excel 2003 对数据进行处理并作图。实验数据取 3 个以上重复的平均值±标准差

(mean ± SD, standard deviation),应用 SPSS 13 软件进行数据的统计分析。采用单因素方差分析(One-Way ANOVA)和最小显著差异法(LSD)比较不同数据组间的差异。

2　结果与分析

2.1　不同生态断带滨麦生长微环境比较

结果表明,不同季节不同海岸生态断带各位点的风速、湿度和温度明显不同。夏季静风天,迎风坡(10 m)处风速最大、湿度最高、温度最低,随着远离海岸高潮线温度逐渐上升、风速和湿度逐渐下降。例如,在背风坡(70 m)处温度最高(41.1℃),与迎风坡温度差为 3.3 ℃;湿度最低(35.7%),与迎风坡湿度差为 9.3%;风速最低(0.08 m/s),与迎风面风速差为 0.64 m/s(表 1)。

表 1　海岸不同生态断带不同季节环境风速、湿度、温度的变化

Table 1　Changes in temperature, humidity and wind speed in coastal dunes of different far from the high tide line in different season

项目 Item	季节 Season	距高潮线的距离 Distance from high tide line of coast/m			
		10	30	50	70
风速	夏季 静风天 7 月 19 日	0.72±0.5	0.54±0.5	0.72±0.3	0.08±0.1
Wind speed/(m/s)	秋季 静风天 9 月 27 日	1.94±0.9	1.08±0.7	0.84±0.5	0.14±0.3
	秋季 大风天 9 月 30 日	7.04±1.6	6.48±1.4	5.74±0.7	1.90±0.3
湿度	夏季 静风天 7 月 19 日	45.10±9	46.2±11.3	41.3±8.7	35.70±5.0
Humadity/%	秋季 静风天 9 月 27 日	57.90±15.0	49.88±17.0	50.16±19.0	43.52±17.3
	秋季 大风天 9 月 30 日	47.60±4.7	42.30±8.2	43.20±4.9	32.00±9.5
温度	夏季 静风天 7 月 19 日	37.80±3.1	37.80±4.5	39.10±3.8	41.10±2.8
Temperature/℃	秋季 静风天 9 月 27 日	26.90±3.2	30.60±5.1	30.90±6.0	33.10±6.1
	秋季 大风天 9 月 30 日	18.40±1.6	19.90±3.1	18.60±1.9	23.80±3.7

与夏季静风天相比,秋季静风天海岸环境平均风速和湿度增大,但温度有所下降,不同生态位点环境的变化趋势与夏季静风天类似。但迎风坡和背风坡在温度、湿度和风速间的差别增大,两坡向温度、湿度、风速分别相差为 6.2℃、14.4%、1.80 m/s。

与秋季静风天相比,秋季大风天海岸环境的平均风速增大,温度和湿度降低,不同生态断带环境的变化趋势也与夏季静风天类似,但是在迎风坡(10 m)处,温度较低达到 18.4℃、风速最大至 7.04 m/s,与迎风坡风速相差 5.14 m/s。

总之,不同季节海岸不同生态断带微环境在时间(不同季节间及其大风天与静风天间)和空间(不同生态位点)上存在较大差异,且环境差异性较强。

2.2　不同生态断带滨麦株高、叶绿素含量及土壤含水量比较

不同生态断带滨麦株高不同,与环境异质性有关。迎风坡滨麦株高较低,随着远离海岸高潮线株高逐渐升高。背风坡(70 m)处滨麦植株较高。背风坡滨麦株高较迎风坡 10、30、50 m 处分别高 40.1%、20.7%、18.6%。背风坡滨麦生长势显著高于迎风坡(P<0.05)(图 1)。

不同生态断带滨麦叶片叶绿素含量不同,滨麦叶片内的叶绿素 a、b 以及类胡萝卜素的含量在迎风坡 10 m 处最高,背风坡(70 m)最低,随着远离海岸高潮线呈下降的趋势。距高潮线 30、50、70 m(背风坡)处滨麦的叶绿素 a 含量分别比 10 m(迎风坡)处降低了 29%、48%和 36%;叶绿素 b 含量分别较 10 m 处降低了 25%、41%和 25%;类胡萝卜素的含量分别较 10 m 处降低了 28%、50%、和 44%。随着远离高潮线滨麦叶绿素 a/b 值也在下降,10 m(1.97)> 30 m(1.85)> 50 m(1.74)> 70 m(1.68)(图 1)。

不同生态断带土壤含水量不同。受海水侵袭的影响迎风坡近高潮线处土壤含水量最高,随着远离高潮线土壤含水量降低,背风坡土壤含水量最低。近高潮线处土壤平均含水量分别较 30、50、70 m 处高 147%、361%、726%,与其他生态位点的土壤含水量差异显著(P<0.05)(图 1)

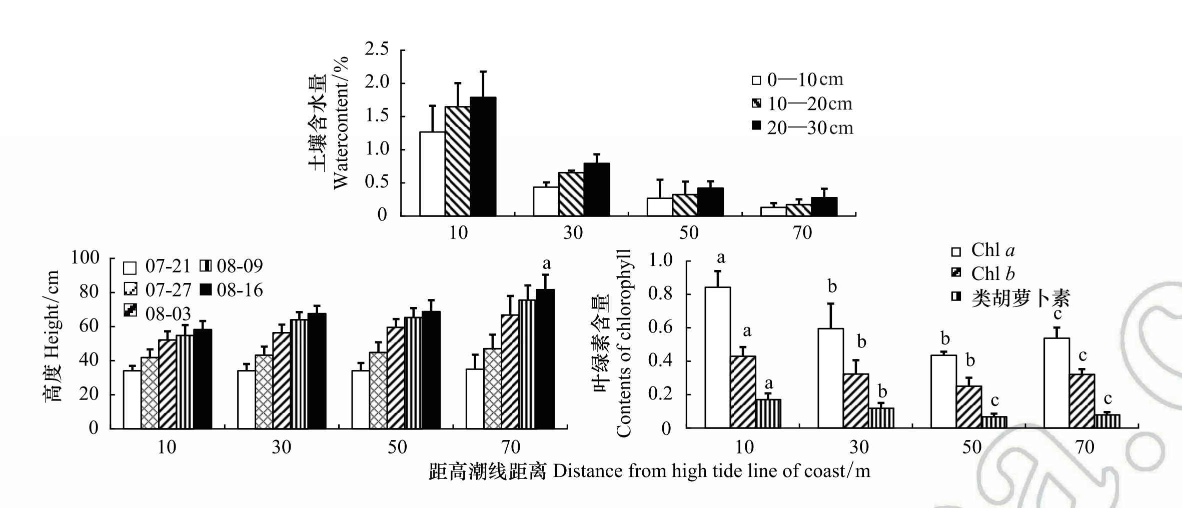


图 1 不同海岸生态断带滨麦株高、叶绿素 a、叶绿素 b、和类胡萝卜素含量及土壤含水量比较

Fig.1 Comparison of plant height and contents of chlorophyll a and chlorophyll b and carotene in the leaves of *Leymus mollis* (Trin.) Hara and soil water content on the different area far from the high tide of the coastal

图中 07-21,07-27, 08-03, 08-09, 08-16 分别示 7 月 21 日,7 月 27 日,8 月 3 日,8 月 9 日,8 月 16 日, 表示取样时间

2.3 大风和静风天不同生态断带滨麦叶片日均净光合速率(*Pn*)比较

为了清晰了解不同生态断带(迎风坡和背风坡)滨麦光合特性的差异,本研究测定了不同季节不同风速天气滨麦光合日变化。结果表明,海岸不同生态断带滨麦日均 *Pn* 存在着较大的差异。

不同季节(夏秋季)静风天不同生态断带滨麦叶片光合日变化趋势相同。日间叶片光合曲线表现为"双峰型",*Pn* 均在 12:00 点最低,但秋季略高于夏季。秋季静风天 10、30、50、70 m 处滨麦日均 *Pn* 分别比夏季静风天高 23.8%、31.8%、125%、388%。夏季静风天不同生态断带滨麦叶片 *Pn* 不同, 迎风坡近高潮处(10 m 和 30 m)滨麦叶片日均 *Pn* 较高,背风坡最低。迎风坡滨麦日均 *Pn* 较背风坡高 6.63 倍。同样,秋季静风天也以迎风坡近高潮线(10、30 m)处滨麦 *Pn* 较高,随着远离高潮线滨麦 *Pn* 降低,并以背风坡(70 m)滨麦为最低,迎风坡滨麦日均 *Pn* 较背风坡高 1.27 倍。夏季和秋季静风天迎风坡滨麦 *Pn* 与背风坡滨麦差异显著($P<0.05$)(图 2)。

秋季大风天,不同生态断带滨麦叶片光合日变化趋势相同。但日间叶片光合曲线表现为"单峰型",*Pn* 在 10:00—12:00 最高,早晚较低,这明显与夏秋季静风天日光合曲线不同。不同生态断带滨麦叶片日均 *Pn* 不同,滨麦日均 *Pn* 在迎风面 10 m 处最低,在背风坡最高。背风坡滨麦日均 *Pn* 分别较迎风坡 10 和 50 m 处高 34.8%和 7.4%。而且不同生态断带滨麦日均 *Pn* 差异显著($P < 0.05$)(图 2)。

静风天和大风天相比,秋季大风天滨麦(包含各生态位点)总的日均 *Pn* 比夏秋静风天高。与夏季静风天相比,秋季大风天 10、30、50、70 m 处滨麦 *Pn* 分别增高了 3.2%、11.1%、155%、995%;与秋季静风天相比,秋季大风天在近高潮线 10、30 m 处滨麦 *Pn* 降低了 16.8%,15.8%,在远离高潮线 50 和 70 m 处滨麦却增加了13.3%和 125%。研究表明,不同坡向滨麦光合作用对海风强度响应不同。强海风会抑制迎风坡,尤其是近高潮线滨麦的光合作用,但会提高背风坡滨麦的光合作用。

2.4 大风和静风天不同生态断带滨麦叶片日均蒸腾速率(*Tr*)比较

不同季节(夏秋季)静风天(时间)不同生态断带滨麦叶片 *Tr* 日变化略有不同。夏季不同生态断带滨麦叶片日间 *Tr* 在中午较低,尤其是 10 m 处滨麦较为明显,且不同生态断带各位点滨麦 *Tr* 略有差异。秋季只有迎风坡 10 m 处滨麦在中午 *Tr* 出现下降,而其他位点日间中午滨麦 *Tr* 没有下降,反而增高。例如,30、50、70 m 处滨麦在 12:00 时的 *Tr* 分别较 8:00 增加了 8%、114%、100%。并且迎风坡滨麦日均 *Tr* 均大于背风坡,10、30、50 m 处滨麦日均 *Tr* 分别较背风坡增加了 45.5%、118%、90.9%(图 3)。

秋季大风天,日间迎风坡滨麦 *Tr* 略有波动,但变化不显著。但背风坡滨麦 *Tr* 则在 12:00 为最高,早晚较

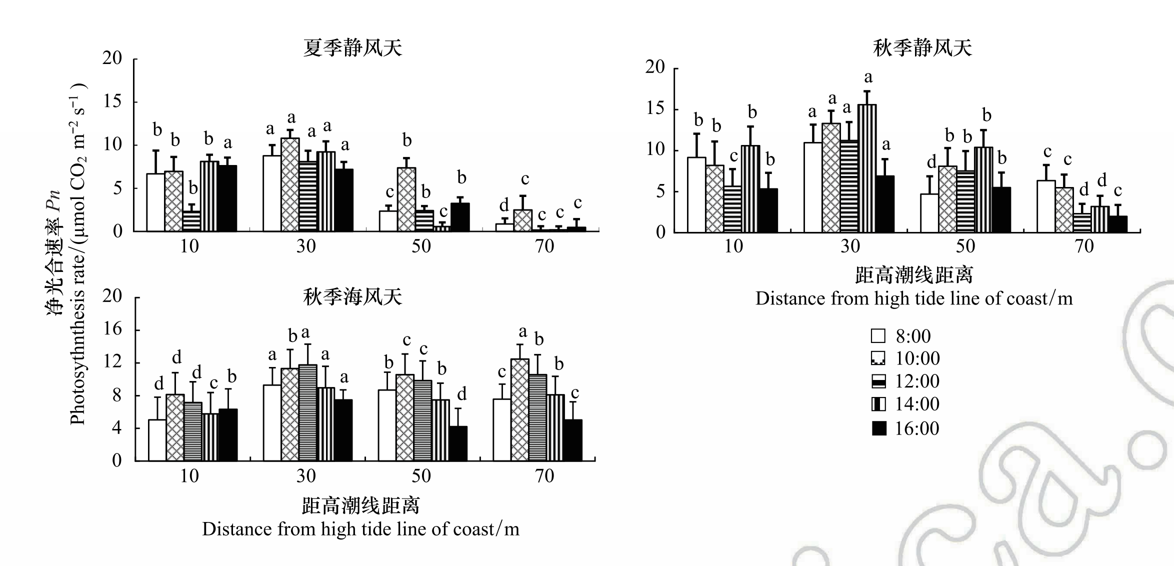


图 2　不同海岸生态断带滨麦在静风天和大风天叶片净光合速率比较

Fig.2　Comparison of net photosynthetic rate (*Pn*) in the leaves of *Leymus mollis* (Trin.) Hara grown in coastal dunes of different far from the high tide line during no wind day and strong wind day dune

同一时间不同生态断带处理间不同字母表示差异显著(P<0.05)

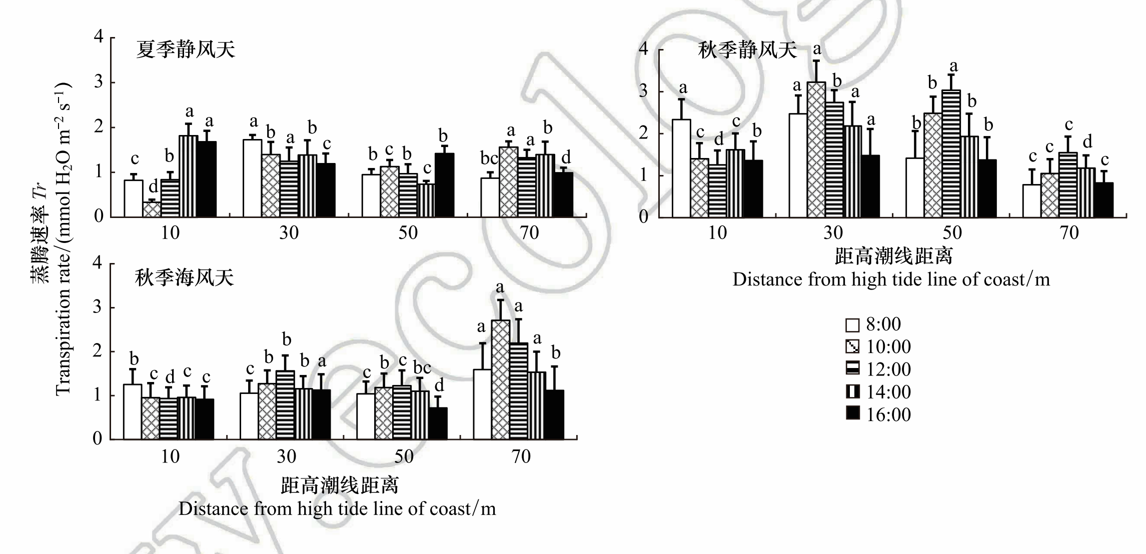


图 3　不同海岸生态断带滨麦在静风天和大风天叶片蒸腾速率比较

Fig.3　Comparison of transpiration rate (*Tr*) in the leaves of *Leymus mollis* (Trin.) Hara grown in coastal dunes of different far from the high tide line during no wind day and strong wind day

低,日间 *Tr* 变化显著。就滨麦日均 *Tr* 而言,迎风坡滨麦均低,尤其是 10 m 处滨麦最低,而背风坡滨麦 *Tr* 最高。背风坡滨麦日均 *Tr* 分别较迎风坡 10、30、50 m 高 83%、48.8%和 66.4%。

大风天与静风天相比,大风天迎风坡滨麦日均 *Tr* 较静风天低。与静风天相比,大风天迎风坡 10、30、50 m 处滨麦日均 *Tr* 分别较秋季静风天低 37.5%、50.0%、47.6%;较夏季静风天低了 10%、14.3%、10%。而相反,大风天背风坡滨麦日均 *Tr* 较静风天高,分别比秋季静风天增高了 63.6%,较夏季静风天增高了 50.1%。不同坡向滨麦 *Tr* 对不同风速响应不同。

2.5　大风和静风天不同生态断带滨麦叶片日均气孔导度(*Gs*)比较

不同季节(夏秋季)静风天(时间)不同生态断带滨麦叶片 *Gs* 日变化略有不同。夏季静风天,不同生态断带滨麦叶片 *Gs* 日变化曲线均为“双峰型”,12:00 叶片 *Gs* 最低,早晚较高,其中尤以迎风坡滨麦午间 *Gs* 下降较为明显。日均 *Gs* 以迎风坡近高潮线(10、30 m)处滨麦较高, 随着远离高潮线而降低,背风处滨麦日均 *Gs*

最低。其中迎风坡 10 m 处滨麦日均 *Gs* 较背风坡高 48.9%(图 4)。

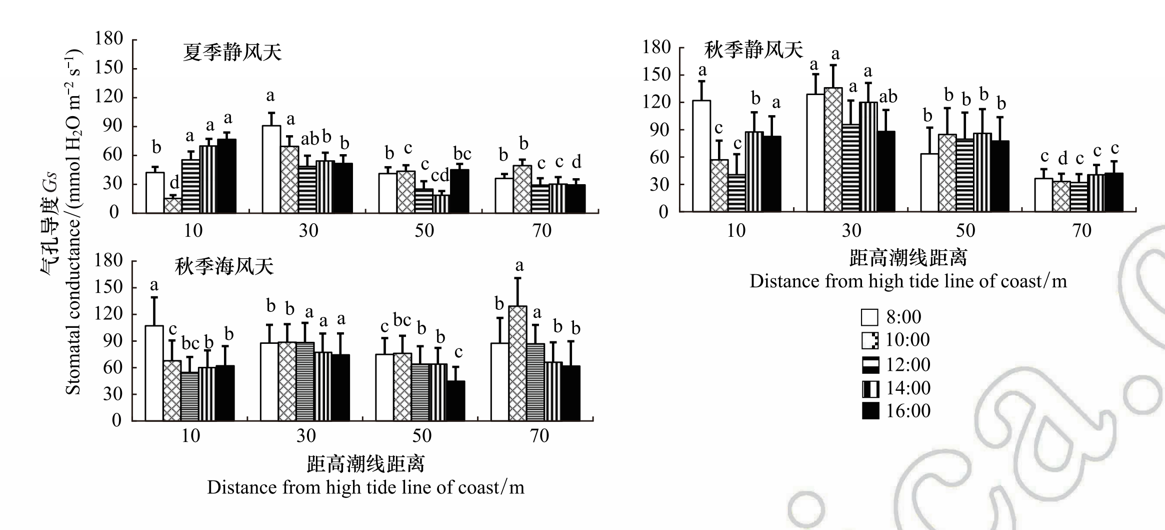


图 4 不同海岸生态断带滨麦在静风天和大风天叶片气孔导度比较

Fig.4 Comparison of stomatal conductance (*Gs*) in the leaves of *Leymus mollis* (Trin.) Hara grown in coastal dunes of different far from the high tide during no wind day and strong wind day

与夏季静风天相比,秋季不同生态断带滨麦叶片 *Gs* 日变化曲线仍为"双峰型",但近高潮线处滨麦午间 *Gs* 下降明显,随着远离高潮线下降幅度降低,而背风坡滨麦几乎没有下降,叶片 *Gs* 双峰型不明显。另外,迎风坡不同生态位点滨麦日均 *Gs* 均高于背风坡滨麦。如,10、30、50 m 处滨麦日均 *Gs* 分别较背风坡高 111%、208%、112%。而且,秋季静风天各生态位点滨麦日均 *Gs* 均大于夏季静风天。其中秋季静风天 10、30、50、70 m 处滨麦叶片日均 *Gs* 分别较夏季高 50.0%、80.5%、125%、5.7%。结果表明,不同季节迎风坡滨麦 *Gs* 差异较大,而背风坡滨麦差异不明显。

秋季大风天,除了迎风坡近高潮线处滨麦日间中午 *Gs* 下降外,随着远离高潮线滨麦午间 *Gs* 下降不明显,且背风坡滨麦日间 *Gs* 在 10:00—12:00 间较高。迎风坡和背风坡滨麦日间 *Gs* 变化不同。相比之下,不同生态断带滨麦日均 *Gs* 则迎风坡低于背风坡。背风坡滨麦日均 *Gs* 分别较迎风坡 10、30、50 m 高 22.7%、3.6%、33.3%。与秋季静风天相比,秋季大风天迎风坡滨麦日均 *Gs* 均降低,而背风坡却增高。大风天 10、30、50 m 处滨麦日均 *Gs* 分别较静风天降低了 10%、26.6%、17.2%,背风坡滨麦日均 *Gs* 较静风天增高了 134%。结果表明,不同坡向滨麦日间 *Gs* 对不同季节和不同风速响应不同。

3 讨论与结论

3.1 不同生态断带环境异质性与滨麦形态可塑性关系

结果表明,不同季节(夏季和秋季)和不同海风天天气中,迎风坡和背风坡在温度、风速、湿度上存在明显差异。夏季和秋季静风天、秋季大风天迎风坡分别较背风坡湿度高 27.8%、风速高 6 倍、温度低 5—6℃(表 1),说明海岸不同生态断带环境异质性明显,其中地势是导致沙丘迎风坡和背风坡环境异质性的主导因子,而海风吹袭是另一个生态因子。同时,研究发现背风坡滨麦株高较迎风坡高 22.8%,这是由于背风坡高温、弱风有利于滨麦的生长。有研究表明,在强风环境下,生长的植物有矮化的趋势[14]。随着风吹强度增加,玉米的株高、茎粗生长量和地上生物量下降[15]。与遮风的相比,自然大风中的霸王株高、叶长度、单叶面积、单株叶面积均减小,其株高降低了一半多[28]。在长期风胁迫下,木本猪毛菜株高降低、叶片长度减小[14,28]。长期适应海风吹袭的迎风坡近高潮线滨麦冬季地上非结构性碳水化合物向地下转移较早,芽中储存了较多的非结构碳水化合物,春季返青晚,但叶中积累较多的纤维素与其抗冻和抗风相关[29]。风是一个重要的生态因子,对植物地上部分的生长和构型有重要影响。植物表观特征对植物获取光能、抵抗外界机械压力有着重要作

用[14]。研究表明,为适应长期大风吹袭,植物可以通过减小枝与叶的受力面积等方式合理分配能量和物质改变形态以降低风的阻力和机械损伤[14,28]。因此,海岸迎风坡滨麦在适应强海风吹袭过程中,通过控制生长速率形成低矮状态,以减小风的阻力和机械损伤,这是滨麦对长期海风吹袭的形态适应特征。而背风坡滨麦在弱风、高温下快速生长形成细高形态。可见,通过控制形态建成可能是不同坡向滨麦适应不同风速异质环境的重要适应特征,而且滨麦的形态可塑性和生长可控性在其适应海岸异质环境中起重要作用。

3.2　不同生态断带环境异质性与滨麦叶片色素组分可塑性关系

植物形态结构的建成需要植物光合作用能量的支持,而叶绿素是参与植物光合作用的重要色素[30],类胡萝卜素可参与植物光合机构中过剩光能的耗散,进而使植物免受光抑制的损伤[31]。研究结果表明,迎风坡和背风坡滨麦叶片叶绿素和类胡萝卜素含量差异显著($P < 0.05$)。迎风坡滨麦叶片叶绿素含量远高于背风坡,其中 10 m 处滨麦叶片叶绿素 a、叶绿素 b、类胡萝卜素分别较背风坡滨麦高 56.7%、33.7%和 117%。一些研究发现,许多环境因素影响叶绿素的合成,其中高温会破坏黑麦草的叶绿体结构,导致其叶绿素含量显著下降[32]。玉米幼苗在缺水情况下,叶绿素含量也会大幅下降[33]。本研究发现,迎风坡土壤含水量高、温度低、湿度大、加之海平面反射的紫外光较多而有利于滨麦叶片内叶绿素合成,导致其含量高;而背风坡高温,土壤缺水不利于叶绿素合成,导致背风坡滨麦叶绿素含量低,但背风坡滨麦可通过降低叶绿素 a/b 值来更有效地捕获光能增强光合作用能力。海风通过影响不同坡向环境温度、湿度和土壤水分而间接影响滨麦叶片叶绿素组分和类胡萝卜素含量。

3.3　静风天和大风天风速异质性与滨麦光合作用可塑性关系

光合作用是植物生长所需能量的重要来源,而能量产生的多少由光合速率决定的。研究表明,不同季节静风天,秋季迎风坡滨麦日均 *Pn*、*Tr*、*Gs* 较夏季迎风坡高(图 2、3、4),背风坡滨麦日均 *Pn*、*Gs* 也较夏季背风坡高。这可能是秋季凉爽的气温(26.9—33.1 ℃)较夏季高温(38.2—41.1℃)更适宜光合作用所致。另外,研究还发现不同季节静风天迎风坡滨麦叶片日均 *Pn*、*Tr*、*Gs* 均高于背风坡。同时,同一季节静风天和大风天相比,迎风坡秋季大风天滨麦叶片日均 *Pn*、*Tr*、*Gs* 较秋季静风天低,相反背风坡秋季大风天滨麦叶片日均 *Pn*、*Tr*、*Gs* 则较静风天高。这表明,静风天可明显提高迎风坡滨麦光合速率,大风天更有利于背风坡滨麦的光合作用。但由于海岸带全年的有风日多于无风日[34]。所以背风坡滨麦累积的生物量多于迎风坡,这也是背风坡滨麦株高高于迎风坡的原因之一。

静风天,迎风坡微风轻轻吹袭使空气流动、大气 CO_2浓度较高、大气温度较低(26.9—38.2℃)、湿度较高(44.2%—57.9%),加之土壤含水量较高使滨麦叶片维持较高的 *Gs* 和 *Tr* 而使 *Pn* 增高。这是由于低温条件下的微风吹袭有利于气孔的开放[23]。另外风可引发气流活动的加快,促进胞间气体交换速率升高,提高胞间 CO_2浓度,使光合蒸腾速率上升[35],导致 *Gs*、*Tr*、*Pn* 增加。相反,背风坡滨麦是与其他植物混生,如刺槐,周围刺槐对风的阻挡和地势作用导致背风坡空气流动弱、气温高(33.1—41.1℃)、湿度低(35.7%—43.5%)、土壤干旱导致滨麦叶片气孔关闭。*Gs* 降低进而导致 *Tr* 和 *Pn* 下降,因为高温、干旱会抑制气孔导度[35]。而大风天,迎风坡滨麦受强海风吹袭引发温度显著降低(18.4℃),一方面强风、低温不利于气孔开放[24],加之在大风的吹袭下滨麦叶片大幅度摇动会促使其气孔部分关闭,导致 *Gs* 下降,气孔内气体交换速率降低,进而导致 *Pn* 和 *Tr* 下降;另一方面风会加快角质层蒸腾速率导致叶片大量失水[36],此时滨麦会通过调节气孔张闭程度大小来减少失水, 进一步使叶片 *Gs* 下降,从而引起 *Pn* 和 *Tr* 下降。而背风坡尽管风力已减小,但此时风力足可使滨麦和周围植物摆动,加速空气流动、增加 CO_2浓度、降低温度(23.8℃),该温度最适于光合作用,导致滨麦 *Gs*、*Tr*、*Pn* 显著升高。研究表明,地势和海风的协同作用通过影响两坡向温度、湿度、空气流动性而影响不同坡向滨麦光合作用,它们是引发两坡向滨麦光合生理差异的主导生态因子。而迎风坡滨麦在大风天关闭气孔尽管不利于 CO_2吸收和光合作用,但有利于防止水分过分丢失、维护叶片水分平衡和植株的持续生存[22,37],也是滨麦长期对不同风速适应的结果。

此外,研究还发现,诱发大风天背风坡滨麦叶片 *Pn* 增高的原因是大风天改变了滨麦叶片日间 *Pn* 曲线

(图 2)。夏季和秋季静风天,迎风坡和背风坡滨麦叶片 *Pn* 曲线均为“双峰型”,*Pn* 均在中午 12:00 最低。秋季大风天,不同生态断带滨麦叶片日间光合曲线表现为“单峰型”,*Pn* 在 10:00—12:00 间最高,尤其是背风坡滨麦叶片日均 *Pn* 较迎风坡增高了 35.4%。“午休”是植物在午间为避免高温、强光等伤害,进而关闭气孔,实现自我保护的机制[38]。有研究发现,梭梭净光合速率(*Pn*)日变化曲线在荒漠干旱环境下呈非典型双峰型,最高峰出现在 13:00,次峰出现在 16:00,但在雨后湿润条件下呈单峰型,15:00 达到最高峰[22]。樟子松幼苗在强风持续吹袭下,“午休”时间延长,休眠程度加大[23]。大风天,在强风的持续吹袭下,空气流动加速引发背风坡中午温度降低、使叶片气孔开度增高,CO_2吸收增高而提高了 *Pn*。这说明持续风吹袭降低了环境温度而使滨麦改变了光合日变化规律即消除了滨麦的“午休”[24]。风作为环境因子影响植物的气孔导度[23-24]。由于植物积累的能量物质的多寡与其持续生存和生长相关,所以在静风天和大风天,不同坡向滨麦通过调节气孔开度,充分利用环境资源,提高其光合作用能力和物质积累量,这可能是其对不同坡向海风适应的生理调控机理、物质和能量积累机制以及滨麦对环境资源最佳利用途径。而滨麦长期对不同坡向海风环境的适应所形成的光合生理可塑性可能是其能在不同风速异质环境下生长的关键。

综上所述,不同生态断带的滨麦长期对风速异质环境适应促使其产生了形态、光合生理代谢可塑性。迎风坡(近高潮线)滨麦植株较低、叶绿素含量高,而背风坡滨麦植株较高、叶绿素含量低。迎风坡滨麦在静风天大气温度低、湿度高、空气流动性较差环境中气孔导度增大,*Tr*、*Pn* 升高;在大风天强风吹袭下叶片摇摆、低温使其气孔导度减小,*Tr*、*Pn* 降低。相反背风坡滨麦在静风天空气流动性差,高温、干旱条件下气孔导度降低,出现光合“午休”,*Pn* 较低;在大风天微风吹袭下空气流动加快、温度降低使其光合“午休”消失导致 *Pn* 增高。由于海岸带全年的有风日多于无风日所以背风坡滨麦累积的生物量多于迎风坡,导致植株高大。滨麦形态和光合生理可塑性是滨麦可在不同海风强度下生存、生长、种群扩张的重要生理调控机理,这一特性在未来作物、牧草和树木抗风、抗盐育种中具有重要应用价值。

参考文献(References):

[1] Hutchings M J, De Kroon H. Foraging in plants: the role of morphological plasticity in resource acquisition. Advances in Ecological Research, 1994, 25: 159-238.

[2] Poor A, Hershock C, Rosella K, Goldberg D E. Do physiological integration and soil heterogeneity influence the clonal growth and foraging of *Schoenoplectus pungens*? Plant Ecology, 2005, 181(1): 45-56.

[3] Palmer T M. Spatial habitat heterogeneity influences competition and coexistence in an African acacia ant guild. Ecology, 2003, 84(11): 2843-2855.

[4] Sultan S E. Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. Trends in Plant Science, 2000, 5(12): 537-542.

[5] Gratani L. Plant phenotypic plasticity in response to environmental factors. Advances in Botany, 2014, 2014: 208747.

[6] Moroney J R, Rundel P W, Sork V L. Phenotypic plasticity and differentiation in fitness-related traits in invasive populations of the Mediterranean forb *Centaurea melitensis* (Asteraceae). American Journal of Botany, 2013, 100(10): 2040-2051.

[7] 韩玲, 张成章, 徐婷, 段贝贝, 郑慧玲, 冯威. 祁连山北坡霸王花大小-数量权衡关系的坡向差异. 生态学杂志, 2016, 35(6): 1497-1503.

[8] 邓荣华, 高瑞如, 刘后鑫, 刘亚锦, 朱广龙, 魏学智. 自然干旱梯度下的酸枣表型变异. 生态学报, 2016, 36(10): 2954-2961.

[9] 朱广龙, 邓荣华, 魏学智. 酸枣根系空间分布特征对自然干旱梯度生境的适应. 生态学报, 2016, 36(6): 1539-1546.

[10] 谢妍洁, 朱玉怀, 张大才, 李双智. 2 种蒿草属植物形态特征对生境干旱化的响应. 西北植物学报, 2016, 36(4): 796-803.

[11] 樊星, 蔡捡, 刘金平, 李莹, 张小晶, 曾晓琳. 局部遮光对鹅绒委陵菜基株形态塑性及生物量配置的影响. 草业学报, 2016, 25(3): 172-180.

[12] 郝晨淞, 王庆凯, 孙小玲. 异质性光对野牛草叶片解剖结构的影响. 植物生态学报, 2016, 40(3): 246-254.

[13] Yuan C M, Wu T, Geng Y F, Chai Y, Hao J B. Phenotypic plasticity of lianas in response to altered light environment. Ecological Research, 2016, 31(3): 375-384.

[14] 南江, 赵晓英, 余保峰. 模拟长期大风对木本猪毛菜表观特征的影响. 生态学报, 2012, 32(20): 6354-6360.

[15] 赵哈林, 李瑾, 周瑞莲, 曲浩, 云建英. 玉米幼苗对风速变化的逆境生理响应. 干旱地区农业研究, 2015, 33(6): 242-246.

[16] Spencer W E, Teeri J, Wetzel R G. Acclimation of photosynthetic phenotype to environmental heterogeneity. Ecology, 1994, 75(2): 301-304.

[17] 程建峰, 沈允钢. 试析光合作用的研究动向. 植物学报, 2011, 46(6): 694-704.

[18] 邵怡若, 许建新, 薛立, 张柔, 吴彩琼, 卢广超. 低温胁迫时间对 4 种幼苗生理生化及光合特性的影响. 生态学报, 2013, 33(14): 4237-4247.

[19] 武辉, 戴海芳, 张巨松, 焦晓玲, 刘翠, 石俊毅, 范志超, 阿丽艳・肉孜. 棉花幼苗叶片光合特性对低温胁迫及恢复处理的响应. 植物生态学报, 2014, 38(10): 1124-1134.

[20] 郑云普, 党承华, 郝立华, 程东娟, 徐明. 华北平原玉米叶片光合及呼吸过程对实验增温的适应性. 生态学报, 2016, 36(16): 5236-5246.

[21] 严彦, 秦金舟, 苏文会, 苏浩然. 设施内外人面竹夏季光合作用日变化及影响因子研究. 安徽农业大学学报, 2013, 40(3): 378-382.

[22] 苏培玺, 严巧娣. C_4荒漠植物梭梭和沙拐枣在不同水分条件下的光合作用特征. 生态学报, 2006, 26(1): 75-82.

[23] 赵哈林, 李瑾, 周瑞莲, 云建英, 冯静, 苏娜. 不同强度净风频繁吹袭对樟子松(*Pinus sylvestris* var. *mongolica*)幼苗光合蒸腾特征的影响. 生态学报, 2017, 37(5): 1431-1437.

[24] 毛新安, 赵哈林, 李瑾, 周瑞莲, 云建英, 曲浩, 潘成臣. 樟子松(*Pinus sylvestris* var. *mongolica*)幼苗对持续风吹的光合生理响应. 中国沙漠, 2016, 36(1): 64-70.

[25] Pieruschka R, Albrecht H, Muller O, Berry J A, Klimov D, Kolber Z S, Malenovský Z, Rascher U. Daily and seasonal dynamics of remotely sensed photosynthetic efficiency in tree canopies. Tree Physiology, 2014, 34(7): 674-685.

[26] Gagné J M, Houle G. Factors responsible for *Honckenya peploides*(Caryophyllaceae) and *Leymus mollis*(Poaceae) spatial segregation on subarctic coastal dunes. American Journal of Botany, 2002, 89(3): 479-485.

[27] Maun M A. Adaptations enhancing survival and establishment of seedlings on coastal dune systems. Vegetatio, 1994, 111(1): 59-70.

[28] 南江, 赵晓英, 原慧, 张琳琳. 霸王和木本猪毛菜在遮风和不遮风环境下的表型特征差异. 生态学报, 2014, 34(20): 5758-5765.

[29] 张婷凤, 周瑞莲, 张钥, 王艳芳, 贾有余. 冬春季海岸滨麦碳水化合物变化差异性与其环境异质性的关系. 生态学报, 2016, 36(16): 5182-5192.

[30] 周佩珍. 光合作用中光能被植物色素吸收及光化学反应的机制. 生物学通报, 1962,(4): 14-18.

[31] 孙存普, 张建中, 段绍谨. 自由基生物学导论. 合肥: 中国科学技术大学出版社, 1999: 48-50.

[32] 王日明, 熊光耀. 高温胁迫对黑麦草生长及生理代谢的影响. 草业学报, 2016, 25(8): 81-90.

[33] 张仁和, 马国胜, 柴海, 张兴华, 路海东, 薛吉全. 干旱胁迫对玉米苗期叶绿素荧光参数的影响. 干旱地区农业研究, 2010, 28(6): 170-176.

[34] 邱晓暖, 范绍佳. 海陆风研究进展与我国沿海三地海陆风主要特征. 气象, 2013, 39(2): 186-193.

[35] 于云江, 史培军, 鲁春霞, 刘家琼. 不同风沙条件对几种植物生态生理特征的影响. 植物生态学报, 2003, 27(1): 53-58.

[36] 高冠龙, 张小由, 常宗强, 鱼腾飞, 赵虹. 植物气孔导度的环境响应模拟及其尺度扩展. 生态学报, 2016, 36(6): 1491-1500.

[37] 杨淇越, 赵文智. 梭梭(*Haloxylon ammodendron*)叶片气孔导度与气体交换对典型降水事件的响应. 中国沙漠, 2014, 34(2): 419-425.

[38] 靳甜甜, 傅伯杰, 刘国华, 胡婵娟, 苏常红, 刘宇. 不同坡位沙棘光合日变化及其主要环境因子. 生态学报, 2011, 31(7): 1783-1793.